第 38 卷第 11 期
2018 年 6 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.11
Jun.,2018

DOI: 10.5846/stxb201708031393

曾瑞琪,赵家国,刘银占,陈国鹏,鲜骏仁.川西林线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶形态对长期模拟增温的响应.生态学报,2018,38(11):4008-4017.
Zeng R Q, Zhao J G, Liu Y Z, Chen G P, Xian J R.Long-term warming effects on leaf traits of different-aged needles of *Abies faxoniana* seedlings in a treeline ecotone in western Sichuan.Acta Ecologica Sinica,2018,38(11):4008-4017.

川西林线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶形态对长期模拟增温的响应

曾瑞琪[1],赵家国[2],刘银占[3],陈国鹏[4],鲜骏仁[1,*]

1 四川农业大学环境学院, 成都 611130

2 旺苍县林业和园林局, 广元 628200

3 河南大学生命科学学院,全球变化生态学国际联合实验室, 开封 475004

4 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

摘要:全球气候变暖对高纬度、高海拔地区的植物形态产生强烈影响。川西林线交错带是青藏高原东部高寒生态系统的重要组成部分,对全球变化极度敏感。以川西林线交错带岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗异龄叶为对象,采用原位开顶式生长室(Open-top chamber,OTCs)模拟增温,研究了长期模拟增温下岷江冷杉幼苗异龄叶片叶长、叶厚等叶形态的响应,采用表型可塑性指数和变异系数对叶形态的可塑性进行分析。结果表明:增温限制岷江冷杉幼苗叶片的增长、增宽和叶面积、体积的扩大,使叶长、叶宽、叶面积、叶体积分别较对照减小 12.77%、11.86%、17.76%、11.49%;增温促进叶片厚度的增加,较对照增加7.27%;除叶长宽比外,增温对其余叶形态均产生显著影响($P<0.05$)。叶形态对模拟增温的响应具有显著的年龄差异($P<0.05$)。温度、叶龄的交互效应对叶长和叶面积影响显著($P<0.05$),对叶宽和叶厚影响不显著($P>0.05$)。两种表型可塑性分析结果表明,除 1 a 叶叶长外,增温不同程度增大各叶形态可塑性。长期增温使冷杉幼苗叶片有旱生倾向且形态值更发散。研究提供了岷江冷杉幼苗叶片对长期增温的差异性响应证据,为评估青藏高原东缘优势植物对响应气候变暖提供了基础数据和理论参考。

关键词:模拟增温;岷江冷杉;异龄叶;叶形态;叶形态可塑性

Long-term warming effects on leaf traits of different-aged needles of *Abies faxoniana* seedlings in a treeline ecotone in western Sichuan

ZENG Ruiqi[1], ZHAO Jiaguo[2], LIU Yinzhan[3], CHEN Guopeng[4], XIAN Junren[1,*]

1 *School of Environmental Sciences, Sichuan Agricultural University, Chengdu* 611130, *China*

2 *Wangcang Administration Bureau of Forestry and Garden, Guangyuan* 628200, *China*

3 *International Joint Research Laboratory for Global Change Ecology, College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng* 475004, *China*

4 *College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070, *China*

Abstract: Global warming has a strong effect on plant traits at high latitudes and high altitudes. To explore plant adaptability to global warming, more ecologists focus on the responses of leaf traits to warming, because the leaf is the key photosynthetic organs and sensitive to climat change. Previous studies have proved that warming directly influenced the plant leaf area, leaf life, phenology, and lateral growth. More evidence has shown that the responses of leaf traits to warming is highly species-specific. However, none of these studies included specific leaf traits or focused on the effects of long-term warming. In generally, different leaf traits respond differently to simulated warming, and these provide insights into how key

基金项目:国家自然科学基金项目(31670477)

收稿日期:2017-08-03; **修订日期**:2018-01-30

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xianjr@ 126.com

plant speceis adapt to climate change. *Abies faxoniana* is one of the important woody species in subalpine coniferous forests. Could *A. faxoniana* expand to a higher altitude region (e.g. treeline ecotone) in the future climate warming scenario? Therefore, we used *in situ* open-top chambers to simulate warming and study the long-term effects of warming on leaf traits (leaf length, leaf width, and leaf thickness) and leaf plasticity at different ages (annual, biennial, and triennial) of *A. faxoniana* seedlings. The goals of this study were to determine how *A. faxoniana* changed their leaf traits and corresponding plasticity under simulated warming conditions. The results showed that simulated warming had a negative effect on the length, width, volume, and area of needles (reduced 12.77%, 11.86%, 11.49%, and 17.76%, respectively), whereas simulated warming had a positive effect on leaf thickness (increased 7.27%, $P<0.05$). The responses of leaf traits to simulated warming had a significant differences in the age ($P < 0.05$). Combined the effects of simulated warming and leaf age, leaf length, and leaf area had been changed significantly ($P < 0.05$), whereas the reponses of leaf width and leaf thickness to simulated waming were the opposite. Phenotypic plasticity index (PPI) and coefficient of variation (CV) showed that simulated warming promoted the plasticity of leaf traits, leaf length of the annual leaves excepted. However, there were significant inter-annual differences in the effects of warming on leaves of different ages. In summary, the present study suggests that *A. faxoniana* seedlings leaves could adapt to global warming via regulating leaf traits to enhance its plasticity.

Key Words: open-top chamber; *Abies faxoniana* seedlings; different-age; leaf trait; plasticity

全球气候变暖已是不争的事实。IPCC 在 2013 的评估表明:1880—2012 年间全球平均气温增加了 0.85℃,预计到 21 世纪末还将增加 0.3—4.8℃,全球温室效应仍在继续和扩大,对高寒地段的影响将更大[1]。温度控制着生态系统中几乎所有生化反应速率,直接或间接作用于植物生理过程,进而调控植物功能性状的变化[2-5],是生态系统过程中重要的驱动力之一。叶片是植物进行光合作用的主要器官,其生长发育和形态特征直接影响植物的行为和功能[6]。叶形态是反映植物适应环境变化所形成生存对策的重要指标之一,如叶面积与植物光合作用、呼吸作用、蒸腾作用等均有直接或间接地联系,是评价植物群落净初级生产力、衡量群落结构是否合理的重要指标[7-8];叶片厚度则会影响植物对资源的获取和利用[9-10]。植物生长过程中,各叶形态之间有很强的关联性[11]。不同年龄叶片(下文简称"异龄叶")由于其形成年份、发育阶段等的不同,其叶片物质分配、环境敏感性均有差异[12-14]。持续上百年的全球变暖已显著影响到植物的物候和生理过程[15-16],在变化环境条件下,由于异龄叶叶形态响应增温的敏感度不同,其可塑性也势必存在差异[17-19]。因此,开展长期模拟增温对异龄叶片叶形态的影响研究对准确预测植物适应全球变暖的模式是十分重要的。

川西亚高山林线交错带是长江上游典型的生态敏感和脆弱区,是针叶林向高山草甸过渡的关键区域,相对简单的植物群落结构、较矮的植物高度及林线普遍存在的边缘效应等,为了解高寒生态系统对气候变化的响应提供了理想的天然研究平台[20]。在全球变暖的背景下,亚高山林线交错带极有可能被其下缘针叶林建群种入侵。岷江冷杉(*Abies faxoniana*)是川西北亚高山针叶林的建群种之一,位于林线交错带之下。在全球变暖的背景下,岷江冷杉的叶片是否会在形态上表现出对长期增温的适应,这种适应是否存在年际差异?以往研究显示,增温条件下,岷江冷杉幼苗芽开放提前,叶片呈现变长变薄的趋势,且叶面积、比叶面积显著增加,比叶重显著下降,物候和侧枝生长也对增温表现为正响应[20-21],但都并未系统涉及岷江冷杉幼苗叶片形态。因此,本研究假设岷江冷杉幼苗异龄叶会对长期模拟增温产生差异性响应。利用前期设置于此的开顶式生长室(Open-top chamber,OTC)模拟全球变暖,研究长期模拟增温对岷江冷杉幼苗异龄叶片叶长、叶宽、叶面积和叶厚等形态的影响,并分析其可塑性变化,探讨岷江冷杉叶功能性状对长期模拟增温的响应,旨在为全球变暖背景下的亚高山森林群落功能变化研究提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究位于四川省平武县王朗国家级自然保护区(32°59′N, 104°01′E,海拔 2300—4980 m)。地处青藏高原东缘,属山地季风性气候[22]。年平均气温 1.5—2.9℃,7 月平均气温 12.7℃,1 月平均气温-6.1℃。年降水量在 801—825 mm 之间,雨季多集中在 5 月到 8 月[16]。岷江冷杉林(2600—3500 m)是保护区主要森林群系,土壤为暗棕壤[23],0—15 cm 和 15—40 cm 深度,土壤有机碳分别为(180.2±5.5)、(180.2±3.7) g/kg,土壤总氮为(4.5±0.8)、(0.8±4.0) g/kg,土壤总磷为(5.5±0.7)、(4.1±0.5) g/kg[24]。

1.2 样地设置

2005 年 9 月,在大窝凼外侧坡树线交错带的平缓地段设置 3 个 1.5 m×1.5 m×2.6 m、顶端开口面积1.2 m×1.2 m 的 OTC,OTC 由聚碳酸酯制作,每个 OTC 间距在 5 m 以上[20]。同时在 OTC 附近设置 3 个对照样方(CK),其底面积同样为 1.5 m×1.5 m。10 月,从样地附近移植长势良好且相当的目标物种到 OTC 及 CK 内,岷江冷杉年龄大约 12—15 a,株高约 50—60 cm。在 OTC 及 CK 内均种植 5 株,即中心 1 株,4 个拐角各 1 株,拐角幼苗据 OTC 边缘均 30 cm。2006 年,定期对 OTC 及 CK 内物种浇水,大约间隔 15 d 一次,以确保物种存活。每个 OTC 及 CK 内均放置温度传感器(6507A,±0.1℃,Finland)。监测表明:在生长季,OTC 中空气温度(1.2 m)平均较 CK 高 2.9℃,土壤温度(5 cm)增加 0.4℃[20]。增温全年进行,试验地周围用网围栏封育,避免动物干扰,OTC 和 CK 均不再人工施肥和浇水,OTC 外膜保持洁净,期间不定期对 OTC 装置进行维护。

1.3 研究方法

1.3.1 植物取样

本实验以岷江冷杉幼苗的 1 a 叶、2 a 叶、3 a 叶为研究对象。2016 年 8 月下旬,用枝剪从 OTC 及对照样地内逐株个体的不同方向采集生长良好的枝条,根据枝条上芽鳞痕形成的环节判断枝段年龄,并在其上采集叶片[25],被采集叶片均保证其完整性且没有发黄衰老症状。叶片随机采集,每个 OTC、CK 内各龄级保证 10 个有效样本,则不同处理下各龄级样本分别为 30 个,分别装入自封袋,记录编号带回实验室。用数显卡尺(±0.01 mm)测量叶长、叶宽、叶厚,使用叶面积仪(CI-203,CID,USA)测定单叶面积。

1.3.2 统计分析

数据整理和统计分析在 Microsoft Excel 2010(Microsoft Corporation, Redmond, WA)和 SPSS 20.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)上进行,作图在 Origin 8.0(Origin Lab, MA)上进行。有温度和叶龄二因素,温度类型为主区处理因素,叶龄为副区处理因素,对两种条件下叶片各形态用裂区试验方差分析方法进行显著性分析,用邓肯多重比较(Duncan′s multiple range test)检验在方差分析中有差异的变量间的差异显著性。利用箱图来展现增温实验下异龄叶叶形态其数据整体位置和分散情况,箱图中 5 个线段由上到下分别代表该形态最大值、上四分位数、中位数、下四分位数、最小值。采用表型可塑性指数(phenotypic plasticity index,PPI)解释表型可塑性的大小:

$$PPI = (MAX-MIN)/MAX$$

式中,MAX 和 MIN 分别表示该环境下的最大和最小形态值,PPI 取值为 0—1[11,26],其值的大小与表型可塑性的大小呈正相关。通过 PPI 计算叶表型可塑性大小,并与常用的表型可塑性指标变异系数(coefficient of variation,CV;CV=标准差/平均值)比较。

2 结果分析

2.1 增温和叶龄对叶形态的影响

2.1.1 叶长、叶宽及长宽比的响应

OTC 增温极显著降低岷江冷杉幼苗叶片的长度和宽度(P<0.01),对长宽比的影响很小(表 1);区组间对

叶长的影响不显著,温度、叶龄及交互作用均对叶长有显著影响(表 2);仅叶龄对叶宽产生显著性作用(P<0.05),其余因素影响均不显著(表 2)。

岷江冷杉幼苗叶片各叶形态值的范围和离散程度对增温、叶龄的响应有差异。OTC 中 1 a 叶的长度较对照增加 2.01%(表 1),叶长值变化范围(12.24—25.98 mm)较对照(10.63—28.31 mm)减小、分布更汇聚(图 1A);OTC 中 2 a、3 a 叶的叶长比对照极显著降低 21.87%(P<0.01)、15.11%(P<0.01)(表 1);增温条件下 2 a、3 a 叶长值分布更汇聚,特别是 2 a 叶(OTC:1.331—2.527 mm;CK:1.801—3.112 mm)(图 1B、C);增温处理下异龄叶间的叶长差异不显著,而对照中差异显著(P<0.05)(表 1)。增温使 1 a、2 a 叶叶宽比对照极显著减小 13.48%、13.99%,3 a 叶叶宽较对照减小 8.43%(表 1),叶宽分布更分散(图 1D、E、F);增温与对照条件下,异龄叶间叶宽值变化均不显著(表 1)。增温未对叶长宽比产生显著影响(表 1),但叶龄间响应并不一致:增温使 1 a 叶整体长宽比值比对照显著增大 18.82%,值分布较对照小,表现出明显的汇聚(图 1G,表 1);增温使 2 a 叶、3 a 叶整体长宽比值分别比对照减小 7.93%、5.70%,值分布范围更分散(2 a:6.02—20;3 a:5.35—12.44)(图 1H、I,表 1);增温处理下的 2 a 叶长宽比分别与 1 a、3 a 叶有显著差异(P<0.05),而对照处理下的异龄叶间叶长宽比变化均不显著(表 1)。

表 1　模拟增温对岷江冷杉幼苗叶形态的影响

Table 1　Effects of simulated warming on leaf traits of *A. faxoniana* seedlings

叶特征 Leaf traits	处理 Treatments	平均 Average	苗龄/a 1	2	3
叶长	OTC	18.65±3.57	18.8±3.53a	19.11±2.88a	18.04±4.21 a
Leaf length/mm	CK	21.38±4.76	18.43±4.7C	24.46±3.47A	21.25±4.07B
		**		**	**
叶宽	OTC	2.23±0.46	2.31±0.43a	2.09±0.36a	2.28±0.56a
Leaf width/mm	CK	2.53±0.45	2.67±0.43A	2.43±0.49A	2.49±0.41A
		**	**	**	
长宽比	OTC	8.64±2.24	8.27±1.51b	9.52±2.9 a	8.11±1.84b
Ratio of leaf length and width	CK	8.64±2.2	6.96±1.65C	10.34±2.07A	8.6±1.38B
			*		
叶面积	OTC	30.19±9.88	29.13±10.13a	31.00±9.79a	30.43±9.95a
Leaf area/mm^2	CK	36.71±10.97	33.47±11.19B	43.30±8.63A	33.37±10.10B
		**		**	
叶厚	OTC	0.59±0.13	0.55±0.11b	0.59±0.14ab	0.63±0.13a
Leaf thickness/mm	CK	0.55±0.07	0.51±0.05B	0.57±0.08A	0.59±0.05A
		**			
叶体积	OTC	18.18±7.51	16.48±7.39 a	18.6±7.7 a	19.46±7.35 a
Leaf volume/mm^3	CK	20.54±7.3	17.04±5.89B	24.8±7.14A	19.77±6.79B
		*	*	**	

同排不同小写字母表示增温处理下不同年份间存在显著差异(P<0.05);同排不同大写字母表示对照处理下不同年份间存在显著差异(P<0.05);*表示在 0.05 水平上有显著差异;** 表示在 0.01 水平上有显著差异;OTC:开顶式增温室 open-top chamber;CK:控制对照 control check

表 2　裂区分析的方差分析结果

Table 2　Results of variance analysis of the split plot design

差异来源 Difference source	叶长 Leaf length F	P	叶宽 Leaf width F	P	叶面积 Leaf area F	P	叶厚 Leaf thickness F	P
温度 Temperature	66.361	0.015	9.930	0.088	45.936	0.021	171.006	0.006
叶龄 Leaf age	6.069	0.025	4.561	0.048	7.396	0.015	5.389	0.033
温度×叶龄 Temperature× leaf age	4.863	0.041	0.686	0.531	4.557	0.048	0.042	0.960
区组 Block	7.188	0.122	2.383	0.296	8.275	0.108	6.858	0.127

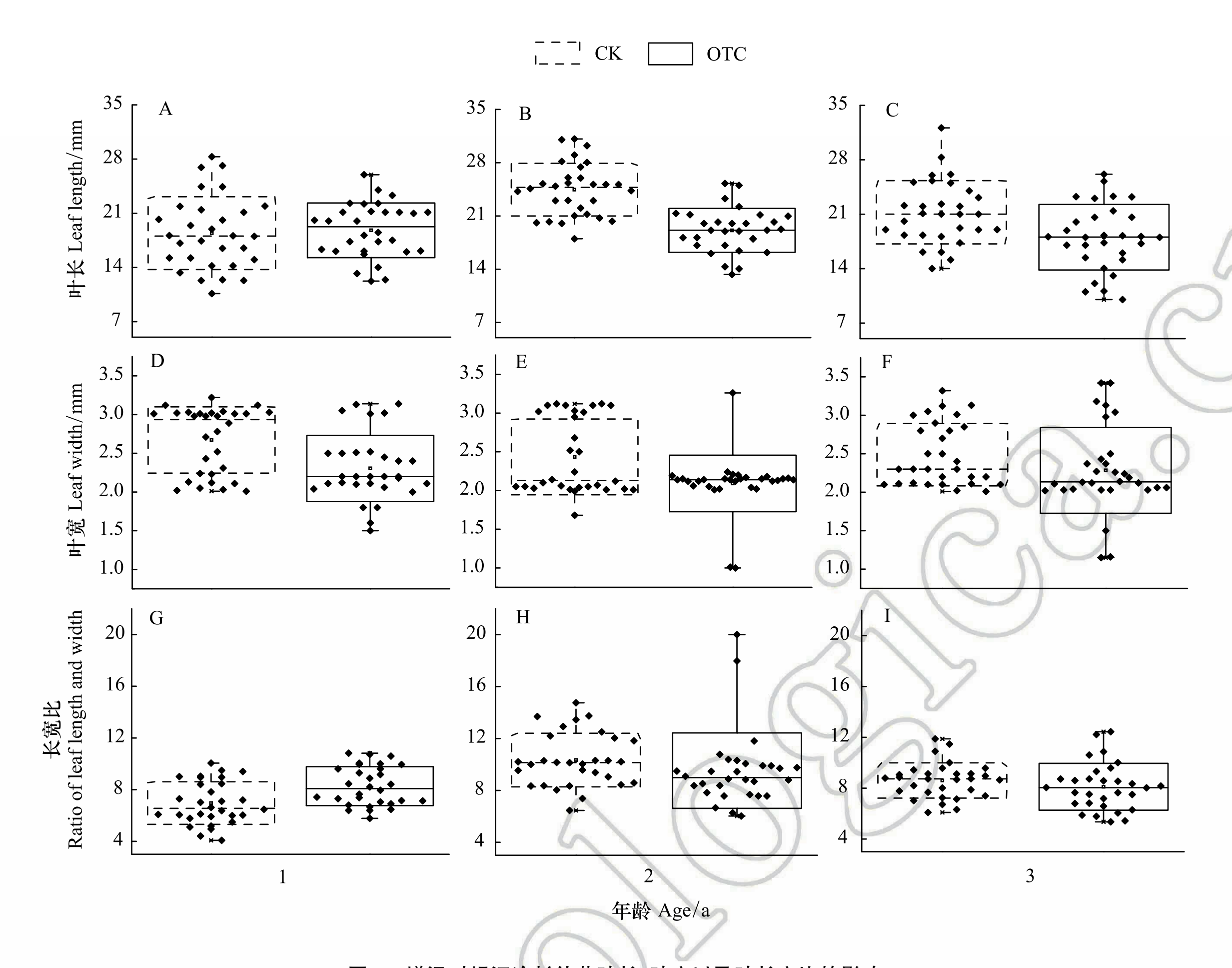


图 1 增温对岷江冷杉幼苗叶长、叶宽以及叶长宽比的影响

Fig.1 Effects of simulated warming on the leaf length, leaf width, and leaf aspect ratio of *A. faxoniana* seedlings

图中黑点表示各形态值的大小分布情况

2.1.2 叶面积、叶厚及叶体积的响应

OTC 极显著降低岷江冷杉幼苗的叶面积(比对照减小 17.76%, $P<0.01$)、极显著增加叶厚(比对照增加 7.27%, $P<0.01$)、显著降低叶体积(比对照减小 11.49%, $P<0.05$)(表 1);区组间对叶面积的影响不显著,温度、叶龄及交互作用均对叶面积有显著影响(表 2);温度对叶厚有极显著影响($P<0.01$),叶龄对叶厚有显著影响($P<0.05$),温度和叶龄的交互作用、区组间对叶厚的影响均不显著(表 2)。

岷江冷杉幼苗叶面积、叶厚、叶体积对增温、叶龄的响应有差异。增温抑制异龄叶片叶面积扩展,特别是 2 a 叶,减少达 28.41%(表 1),OTC 内叶面积介于 14—64 mm^2,较 CK(28—64 mm^2)分布范围增大(图 2B);1 a、3 a 叶叶面积较对照分别减少 12.97%、8.81%,离散程度较对照增大(图 2A、C,表 1);增温处理的异龄叶间叶面积变化均不显著,对照处理的 2 a 叶叶面积分别与 1 a、3 a 叶有显著差异($P<0.05$)(表 1)。增温促进异龄叶片变厚,1 a、2 a、3 a 叶厚分别比对照增大 7.84%、3.51%、6.78%,分布范围也被扩大,值更发散(对照处理中叶厚值多集中在中位数附近),其中 1 a、3 a 叶增温后值分布范围为 0.31—0.74 mm、0.43—0.86 mm,而对照内为 0.41—0.63 mm、0.45—0.69 mm(图 2D、E、F,表 1);增温处理下 3 a 较 1 a 叶叶厚变化显著,对照处理的 1 a 叶叶厚分别与 2 a、3 a 叶差异显著($P<0.05$)(表 1)。增温抑制异龄叶叶体积膨大,使其较对照显著减小 11.49%,值更发散:OTC 内 1—3 a 叶叶体积范围为 4.4—32.4、7.92—37.76、4.3—35.2 mm^3,而 CK 内分别为 7.74—28.42、11.76—40.6、9.52—29.48 mm^3(表 2,图 2G、H、I)。增温处理下异龄叶间体积变化均不显著,对照处理的 2 a 叶分别与 1 a、3 a 叶叶体积差异显著($P<0.05$)(表 1)。

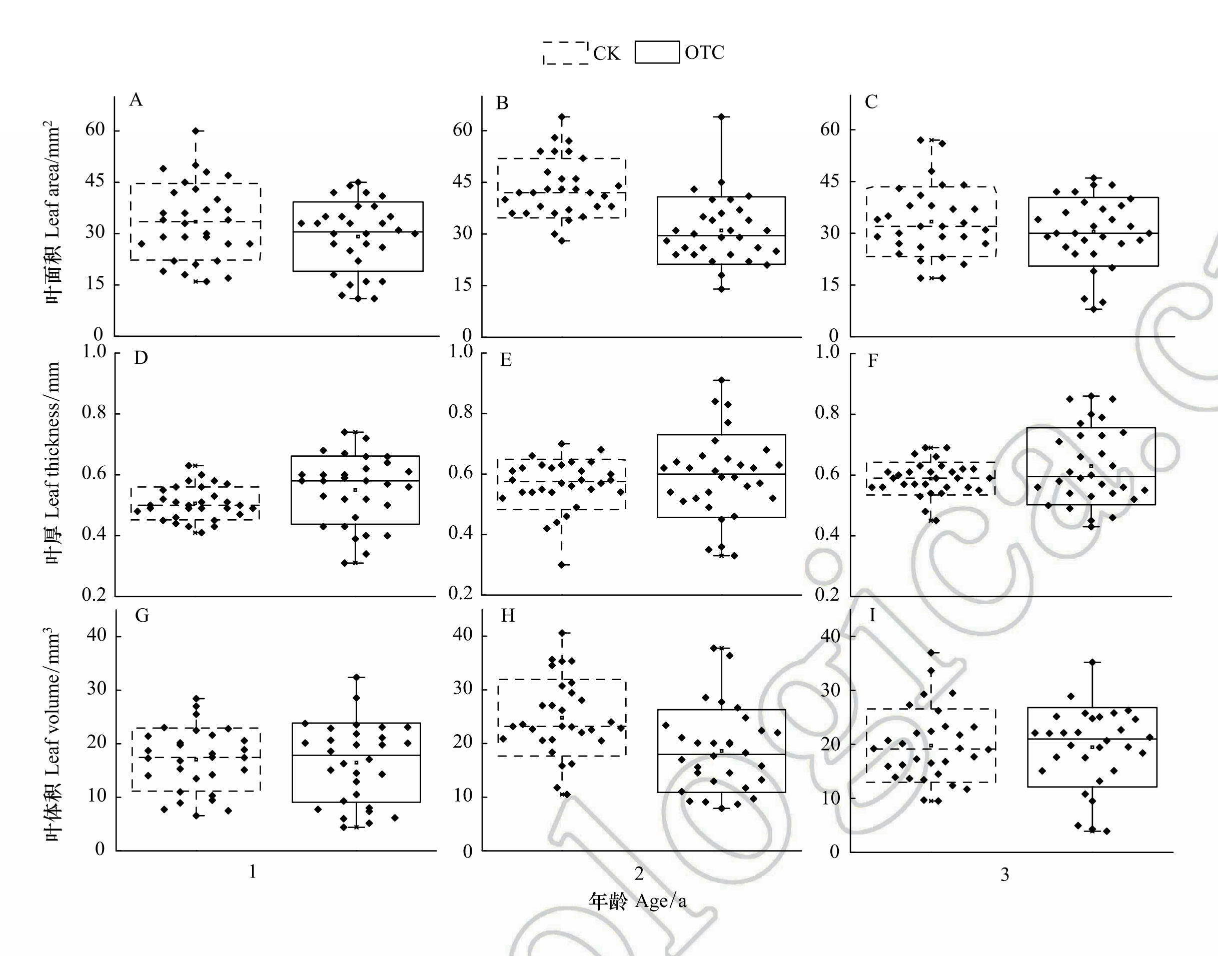


图 2　增温对异龄岷江冷杉幼苗叶面积、厚度以及体积的影响

Fig.2　Effects of simulated warming on the leaf area, thickness and volume of *A. faxoniana* seedlings

2.2　增温对异龄叶叶形态可塑性的影响

2.2.1　叶长、叶宽可塑性的响应

表型可塑性指数分析结果表明(图 3):增温提高了岷江冷杉幼苗异龄叶叶宽的可塑性和 2 a、3 a 叶叶长的可塑性,增幅最大达 68.22%(3 a 叶叶宽)(图 3);降低当年生叶叶长的可塑性,降幅为 15.32%(图 3)。除 2 a 叶叶宽的 CV 对照大于增温外(图 3),其余各龄级指标 CV 的比较结果与 PPI 一致。说明 2 种表型可塑性分析方法的结果相似,均可用于分析长期增温对岷江冷杉异龄叶叶片长、宽影响的研究。

2.2.2　叶面积、叶厚可塑性的响应

两种可塑性结果分析均表明(图 4):增温条件下叶面积和叶厚度较对照均有较大的可塑性,但不同方法中,可塑性增长比例不同,如增温条件下 2 a 叶叶厚的 CV 较对照增大 69.02%,而 PPI 仅增大 12.78%(图 4);3 a 叶叶面积 PPI 增大 16.66%,而 CV 仅增大 8.03%(图 4)。增温处理下 3 a 叶叶厚的 CV 值是各龄级较对照增幅最大的叶厚可塑性,即比对照增大 143.57%(图 4)。

3　讨论

3.1　叶形态对增温的响应

叶片的扩展性生长(如叶片长、宽、面积、厚度)极易受到周围环境因子,特别是温度的影响。高寒地区的环境温度普遍低于该区域植物生长所需的最适温度,故增温通常能促进极地和高山地区植物的营养生长[27-29]。本研究发现,增温显著降低异龄岷江冷杉幼苗叶长、叶宽、叶面积形态值,这与前人研究结果不一致:如徐振峰等的研究表明,短期(2 a)模拟增温促进岷江冷杉幼苗叶片增长变薄[20];杨兵等的研究也表明,

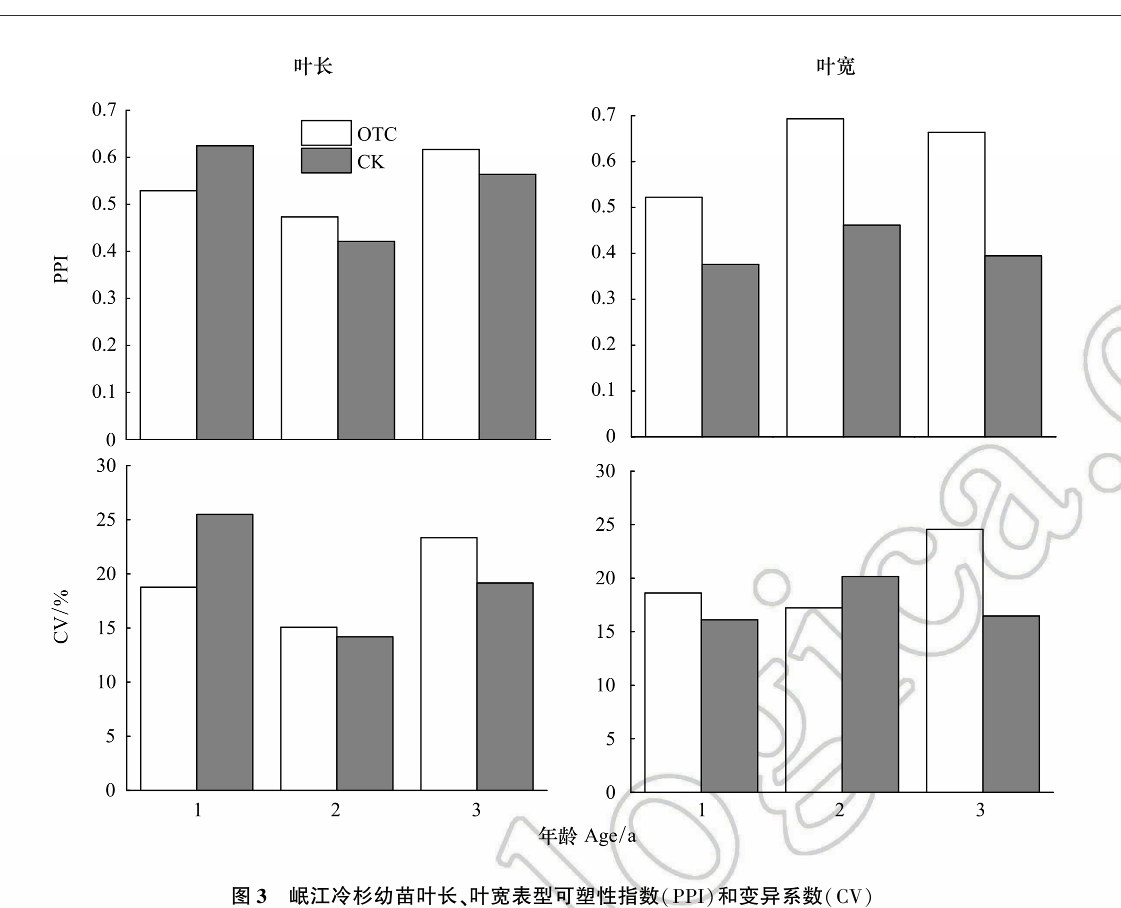


图 3 岷江冷杉幼苗叶长、叶宽表型可塑性指数(PPI)和变异系数(CV)

Fig.3 The phenotypic plasticity index (PPI) and coefficient of variation (CV) of leaf length, leaf width of *A. faxoniana* seedlings

长期(65 个月)模拟增温亦促进岷江冷杉幼苗叶面积的增大[21]。导致这种差异的原因可能有二:一是模拟增温的时间长短不同;二是研究期间土壤的水分条件不一样:徐振峰等研究的 2007 年降雨较当地多年平均降雨量大[20],杨兵等其研究过程中则不定期浇水以保证土壤水分适于植物生长[21]。在利用 OTC 自然增温过程中,个别年份会因降雨充足致使土壤水分含量下降不明显,但长期增温过程中土壤水分降低的趋势不会改变(一是因为 OTC 开口较小影响雨水进入,二是增温加剧土壤水分丢失)[30-31],这一负面效应使叶片通过减小叶片平均叶长、叶面积等,使叶形态倾向旱生,来达到防止过多水分散失、保持最适叶表温度的目的[32]。同时,减小叶面积也起到降低高蒸腾伤害的作用,是叶片对温度更高、更干旱环境的适应方式[16,33],这与 Yates 等提出的植物因有较小叶面积来自我保护的结论一致[34]。结果显示,OTC 长期增温效应使冷杉叶片叶厚显著大于对照($P<0.05$)。叶片增厚,保水能力增强[35],也进一步验证了之前的分析,即该增温条件下岷江冷杉幼苗叶片形态向更适应相对干热生境的方向调整。同时,较小较厚的叶片也可减缓叶片在增温条件下的生长速度,利于储备更多的碳用于防御结构[36]。增温显著增大叶片体积,对叶片长宽比无显著影响,说明岷江冷杉幼苗叶片细胞分裂和体积扩展方向对增温的响应存在差异。

3.2 叶形态的年际差异

虽然增温在总体上改变岷江冷杉幼苗的叶片形态,但不同年龄之间叶形态亦有明显差异,表明年际间的温度和降水等环境因素的波动也会对植物的增温响应产生明显影响。这与 Oguchi 等对藜(*Chenopodium album*)[19]和 Frak 等对杂交核桃(*Juglans nigrax regia*)[18]的研究结果一致。尽管本研究未提供长期的增温监测数据(2009 年项目结束而未进行温度的连续监测),但从本实验的前期研究可推测:OTC 增温的效应存在明显的年际差异,特别是降雨量差异较大的年份,这必然将影响植物的物候和叶片的生长进程,使叶片的形态特征表现出明显的年际差异。前期利用 OTC 短期增温的研究也证明了这一推测:2007 年较多的阴雨天气,使王朗国家级自然保护区大窝凼外侧坡树线 OTC 在生长季节的温度增加 2.2℃,由于大量降雨,增温并未导致土

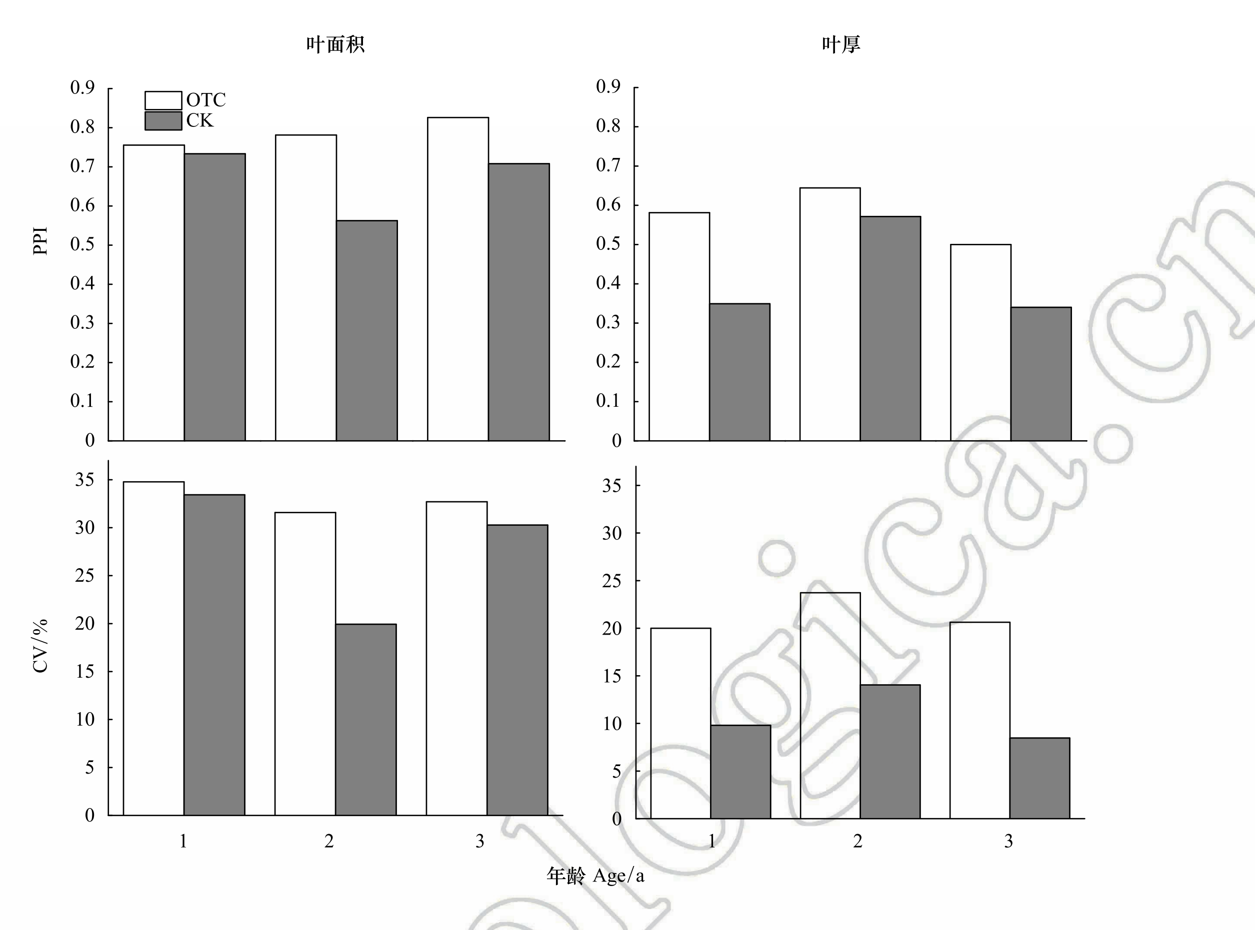


图 4　岷江冷杉幼苗叶面积、叶厚表型可塑性指数(PPI)和变异系数(CV)

Fig.4　The phenotypic plasticity index (PPI) and coefficient of variation (CV) of leaf area, leaf thickness of *A. faxoniana* seedlings

壤水分减少过多,因而增温促进了绵穗柳(*Salix eriostachya*)叶片长、宽的生长,进而增加单叶面积[37-38];而 2009 年降雨不如 2007 年,生长季节 OTC 内的温度平均升高 2.9℃、土壤水分平均减少2.4%,由此导致绵穗柳长度减小、宽度显著减小、叶面积显著降低,表现出明显的旱生趋向,尽管增温导致绵穗柳单个叶片的面积减少,但增温使单个植株上的叶片总数大量增加,由此弥补单叶面积的减小,因而总体仍表现为增温促进生长[16];OTC 增温效应对绵穗柳的物候、叶寿命等也均存在明显年际差异现象[16,39]。持续 OTC 增温对棚内干旱情况的累积作用,也加剧了 OTC 内年度微气候的差异程度[31]。此外,较老叶片的次生代谢也可能导致叶片形态的改变,如 Kayama 等对 3 种云杉(*Picea glehnii*,*P. jezoensis* 和 *P. abies*)的研究表明,钙离子和某些次级代谢产物在老叶中的积淀,导致叶片增厚[40]。因此,植物年际微生境中的适应性调整会导致叶形态表现出明显的年际差异。

3.3　叶表型可塑性及叶形特征参数对增温的响应

本研究表明,岷江冷杉幼苗叶形态(长、宽、面积和厚度等)适应模拟增温的方向总体均倾向于旱生,即减小水分散失、保持叶片最适温度,年度气候差异对叶形态的响应亦产生重要影响。但在增温和异龄两个条件交互影响下,对叶宽和叶厚两个形态没有显著性影响,可以理解为两个处理条件在叶宽、叶厚形态下的趋势抵消。表型可塑性存在于大多数植物中[41],其可通过使物种具有更宽的生态幅和更好的耐受性,来增强物种对变化环境的适应能力,使物种更好地占据地理和生境优势[14,42]。本研究结果显示增温总体上增大岷江冷杉幼苗叶形态的可塑性,说明在研究期内叶形态的调整是植物对异质增温环境的一个适应方式,但这种调整同样受到研究期间年际微气候差异的影响[43],即不同年龄的叶形态可塑性的变化幅度不同。其中 1 a 叶增温处理下的叶长表型可塑性较对照小,而 2 a 和 3 a 叶均是较对照大,进一步验证了这一观点,即"叶片适应存在明显年际差异",同时增温条件下 1 a 叶长值比对照大但可塑性却比对照小这一结果,也说明在 OTC 增温条件

下,小叶较小的蒸腾作用更能适应干热环境、保护自我[34]。

综上所述,OTC 中的岷江冷杉幼苗叶片对长期增温作出相应的适应性调整;叶片形态特征表现出显著的旱生倾向,但因年际气候差异而存在明显的叶龄变化;完全支持实验初期提出的假说——“岷江冷杉幼苗异龄叶会对长期模拟增温产生差异性响应”。本实验仅从叶片形态的视角探讨岷江冷杉幼苗对长期增温的响应,将来的适应性研究还可尽量整合微生境气候等资料,辅以生理、树木构型、地下生态过程等方面,以全面揭示岷江冷杉对全球变暖的响应机制。

致谢:四川农业大学环境学院李泞钰、范潇月、陶媛和冯时等同学给予帮助,四川王朗国家级自然保护区提供采样便利条件,特此致谢。

参考文献(References):

[1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 95-123.

[2] Saxe H, Ellsworth D S, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched CO_2 atmosphere. New Phytologist, 2010, 139(3): 395-436.

[3] Gunn S, Farrar J F. Effects of a 4℃ increase in temperature on partitioning of leaf area and dry mass, root respiration and carbohydrates. Functional Ecology, 1999, 13(S1): 12-20.

[4] Cai T B, Dang Q L. Effects of soil temperature on parameters of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model. Tree Physiology, 2002, 22(12): 819-828.

[5] Aerts R, Cornelissen J H C, Dorrepaal E. Plant performance in a warmer world: general responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events//Rozema J, Aerts R, Cornelissen H, eds. Plants and Climate Change. Dordrecht: Springer, 2006: 65-78.

[6] 黄增冠, 喻卫武, 罗宏海, 李昱飞, 戴文圣, 胡渊渊, 吴家胜. 香榧不同叶龄叶片光合能力与氮含量及其分配关系的比较. 林业科学, 2015, 51(2): 44-51.

[7] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.

[8] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. 生态学报, 2014, 34(9): 2308-2315.

[9] Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. Annals of Botany, 2005, 96(6): 1129-1136.

[10] Agustí S, Enríquez S, Frost-Christensen H, Sand-Jensen K, Duarte C M. Light harvesting among photosynthetic organisms. Functional Ecology, 1994, 8(2): 273-279.

[11] 王蕊, 孙备, 李建东, 王国骄, 孙佳楠, 王欣若, 钟日亭. 不同光强对入侵种三裂叶豚草表型可塑性的影响. 应用生态学报, 2012, 23(7): 1797-1802.

[12] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. Plant, Cell & Environment, 1991, 14(3): 251-259.

[13] Cornelissen J H C. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. Oecologia, 1999, 118(2): 248-255.

[14] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science, 2000, 5(12): 537-542.

[15] Danby R K, Hik D S. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. Global Change Biology, 2007, 13(2): 437-451.

[16] Xian J R, Chen G P, Liu Y Z, Xu X X, Yang Z B, Yang W Q. Positive adaptation of *Salix eriostachya* to warming in the treeline ecotone, East Tibetan Plateau. Journal of Mountain Science, 2017, 14(2): 346-355.

[17] Wyka T, Robakowski P, Żytkowiak R. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. Photosynthesis Research, 2008, 95(1): 87-99.

[18] Frak E, Le Roux X, Millard P, Dreyer E, Jaouen G, Saint-Joanis B, Wendler R. Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. Plant, Cell & Environment, 2001, 24(12): 1279-1288.

[19] Oguchi R, Hikosaka K, Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? Plant, Cell & Environment, 2003, 26(4): 505-512.

[20] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗物候与生长对模拟增温的响应. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1061-1071.

[21] 杨兵, 王进闯, 张远彬. 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. 生态学报, 2010, 30(21): 5994-6000.

[22] 王开运. 川西亚高山森林群落生态系统过程. 成都: 四川科学技术出版社, 2004.

[23] 帅伟, 姚辉, 吴兵, 徐雯. 王朗自然保护区亚高山主要森林类型的土壤养分特征. 安徽农业科学, 2010, 38(36): 20671-20673.

[24] Xu Z F, Hu T X, Zhang Y B. Effects of experimental warming on phenology, growth and gas exchange of treeline birch (*Betula utilis*) saplings, Eastern Tibetan Plateau, China. European Journal of Forest Research, 2012, 131(3): 811-819.

[25] 王希华, 张婕, 张正祥. 浙江天童国家森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 625-629.

[26] Böhnke M, Bruelheide H. How do evergreen and deciduous species respond to shade? —Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. Environmental and Experimental Botany, 2013, 87: 179-190.

[27] Zhang Y Q, Welker J M. Tibetan alpine tundra responses to simulated changes in climate: aboveground biomass and community responses. Arctic and Alpine Research, 1996, 28(2): 203-209.

[28] Henry G H R, Molau U. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). Global Change Biology, 2010, 3(S1): 1-9.

[29] Wada N, Shimono M, Miyamoto M, Kojima S. Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. Ecological Research, 2010, 17(1): 125-132.

[30] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Van Herk I. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. Global Change Biology, 2009, 15(6): 1534-1543.

[31] Marion G M, Henry G H R, Freckman D W, Johnstone J, Jones G, Jones M H, Lévesque E, Molau U, Mølgaard P, Parsons A N, Svoboda J, Virginia R A. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. Global Change Biology, 1997, 3(S1): 20-32.

[32] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. 植物生态学报, 2015, 39(2): 206-216.

[33] Dalrymple R L, Buswell J M, Moles A T. Asexual plants change just as often and just as fast as do sexual plants when introduced to a new range. Oikos, 2015, 124(2): 196-205.

[34] Yates M J, Verboom G A, Rebelo A G, Cramer M D. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. Functional Ecology, 2010, 24(3): 485-492.

[35] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.

[36] Dijkstra P, Lambers H. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. New Phytologist, 2010, 113(3): 283-290.

[37] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 模拟增温引发的早春冻害: 以岷江冷杉为例. 生态学报, 2009, 29(11): 6275-6280.

[38] 李纪伟, 徐振锋. 模拟增温对青藏高原东缘林线交错带高山柳构型和叶形态的影响. 四川农业大学学报, 2016, 34(2): 142-146.

[39] 徐振锋, 胡庭兴, 张力, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 模拟增温对川西亚高山林线交错带绵穗柳生长、叶物候和叶性状的影响. 应用生态学报, 2009, 20(1): 7-12.

[40] Kayama M, Sasa K, Koike T. Needle life span, photosynthetic rate, and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis*, and *P. abies* planted on serpentine soil in Northern Japan. Tree Physiology, 2002, 22(10): 707-716.

[41] 卓露, 管开云, 李文军, 段士民. 不同生境下细叶鸢尾表型可塑性及生物量分配差异性. 生态学杂志, 2014, 33(3): 618-623.

[42] Rejmanek M, Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? Ecology, 1996, 77(6): 1655-1661.

[43] 杨贺雨, 卫海燕, 桑满杰, 尚忠慧, 毛亚娟, 王小蕊, 刘芳, 顾蔚. 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响. 植物学报, 2016, 51(3): 322-334.